УДК 591.473.3:598.6

В. Ф. Сыч, И. А. Богданович

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ МЫШЦ-РЕТРАКТОРОВ БЕДРА НЕКОТОРЫХ КУРО- И ГОЛУБЕОБРАЗНЫХ

Основа морфологического облика птиц как класса позвоночных определилась преобразованием грудных конечностей в летательный аппарат, адаптивным перестройкам которого принадлежит одна из ведущих ролей в эволюции птиц. Тем не менее, по сравнению с узкоспециализированными к передвижению в воздушной (значительно реже водной) среде грудными конечностями, тазовая конечность обеспечивает более разнообразную локомоцию (передвижение на земле, в кронах деревьев, в воде и под водой), а также захватывание и удержание пищи (Stolpe, 1932; Курочкин, 1968). В разнообразии тазовых конечностей более четко и глубоко выражена узкая экологическая специфика видов.

Появление работ, посвященных морфологии ноги птиц, в частности их мускулатуры, приходится на вторую половину прошлого века (Garrod, 1873; Gadow, 1880; Gadow, Selenka, 1891 и др.). Это работы описательные, содержащие сведения по топографии, относительному развитию и форме мышц тазовой конечности у различных видов птиц. Среди более поздних исследований следует упомянуть сравнительно-анатомические работы Хадсона с соавторами (Hudson, 1937; Hudson et al., 1959), Бергера (Berger, 1952), Джорджа и Бергера (George, Berger, 1966), Т. В. Родионовой (1940), а также морфологические работы, выполненные на ограниченном материале, но содержащие функциональный и экологический анализ анатомических данных (Stolpe, 1932; Усенко, 1964; Курочкин, 1968; Кузьмина, 1964, 1977).

Такой эколого- и функционально-морфологический подход представляется наиболее перспективным при изучении особенностей аппарата наземной локомоции у представителей различных систематических и экологических групп птиц, а также при определении морфобиологической специфики видов и выявлении вероятных путей эволюции их локомоторного аппарата.

Объектами нашего исследования послужили представители семейств Phasianidae и Tetraonidae отряда Galliformes: пустынная куропатка — *Ammoperdix griseogularis* (Br.), турач — *Francolinus francolinus* (L.), фазан — *Phasianus colchicus* L., тундряная куропатка — *Lagopus mutus* (Mont.), белая куропатка — *Lagopus lagopus* (L.), глухарь — *Tetrao urogallus* L., тетерев — *Lyrurus tetrix* (L.), кавказский тетерев — *Lyrurus mlokosiewiczi* (Tacz.), рябчик *Tetrastes bonasia* (L.) и воротничковый рябчик — *Bonasa umbellus* (L.). Для сравнения исследованы представители семейств Columbidae и Pteroclidae отряда Columbiformes: кольчатая горлица — *Streptopelia decaocto* (Frivald.) и саджа — *Syrrhaptes paradoxus* (Pall.) *

В качестве основной методики исследования применяли макро-микроскопическое препарирование мышц с помощью микроскопа МБС-2. Абсолютную массу мышц определяли после их фиксации в 5 %-ном растворе формалина и одинаковой предварительной обработки: отсечения сухожилий и последующего отжатия мышечных брюшек в фильтровальной бумаге.

В группу мышц, ретрагирующих (тянущих назад) бедро и участвующих в отталкивании тела от земли, входят односуставные (m. adductor longus et brevis, m. ischiofemoralis, m. piriformis) и двусуставные (m. biceps femoris, m. semimembranosus, m. semitendinosus) мышцы. Последние могут принимать участие в сгибании коленного сустава, которое имеет место также при отталкивании от опорного субстрата. Функциональное значение активного сгибания коленного сустава для отталкивания в целом небольшое и не может идти в сравнение с таковым активного разгибания тазобедренного сустава (Stolpe, 1932). Наиболее выражено сгибание в коленном суставе в фазе отрыва конечности от почвы и в начальной стадии переноса ее вперед. Это движение требует незначительных усилий и вряд ли может оказать влияние на особенности осуществляющей его мускулатуры у птиц с различным характером наземной локомоции. Поэтому морфологические особенности двусуставных мышц области таза и бедра, участвующих в ретракции последнего, скорее будут

* Список видов составлен по А. И. Иванову (1976).

взаимосвязаны с различиями в характере движений в тазобедренном суставе (мощность, амплитуда и т. п.), чем с таковыми в коленном. Это дает нам возможность рассмотреть их в составе единой функциональной группы мышц-ретракторов бедра.

Двуглавая мышца бедра (m. biceps femoris) начинается мышечно-сухожильно от каудального отдела дорсального и от краниального отдела дорсо-латерального гребней подвздошной кости (crista iliaca dorsalis et dorsolateralis) вентральнее начала m. iliotibialis. Такое начало характерно для большей части представителей других отрядов в отличие от немногих птиц (*Columba, Corvus* и др.), у которых мышца прикреплена лишь к каудальному отделу дорсального гребня (George, Berger, 1966). Каудальная часть обширного начала мускула у тетеревиных отходит также от седалищной кости, в частности от concavitas infracristalis. Наиболее широкая проксимальная часть мускула отмечена среди птиц семейства Tetraonidae у рода *Lagopus,* у представителей которого

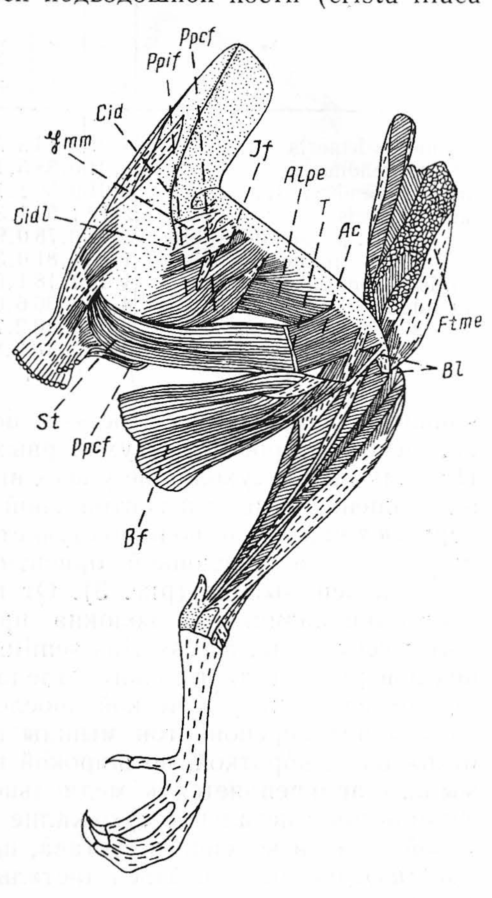


Рис. 1. Мускулатура латеральной поверхности правой тазовой конечности *Lyrurus tetrix*:

Cid — дорсальный и Cidl — дорсо-латеральный подвздошный гребни; Gmm — латеральный апоневроз m. gluteus medius et minimus; Ppif — m. piriformis p. iliofemoralis; Ppcf — m. piriformis, p. caudofemoralis; If — m. ischiofemoralis; St — m. semitendinosus; Alpe — m. adductor longus et brevis, p. externa; Bf — m. biceps femoris; Ftme — m. femorotibialis medius et externus; Bl — петля для сухожилия m. biceps femoris; T — сухожильная прослойка между m. semitendinosus и m. accessorius.

каудальный край мышцы берет начало от седалищной кости вентральнее processus dorsolateralis. При этом мышечные пучки каудального края m. biceps femoris начинаются вместе с пучками краниального отдела m. semitendinosus, тесно срастаясь между собой. Проксимальный апоневроз развит только в краниальном и каудальном отделах латеральной поверхности мышцы. У фазановых, в отличие от тетеревиных, краниальный апоневротический компонент развит значительно мощнее каудального. В дистальной четверти (Phasianidae) или трети (Tetraonidae) двуглавая мышца бедра имеет двуперистое строение, гораздо лучше просматриваемое на медиальной поверхности (рис. 1, 2).

Дистальное сухожилие мышцы проходит через так называемую «петлю бицепса» и прикрепляется к бугристости на задне-латеральной поверхности малоберцовой кости. Более мощный мускул у тетеревиных и у горлицы (таблица). Относительное развитие мышцы у саджи примерно соответствует таковому исследованных фазановых (таблица). У тетеревиных и горлицы несколько лучше развита статодинамическая (двуперистая) структура, охватывающая примерно всю дистальную треть мускула.

Полусухожильная мышца (m. semitendinosus) образует заднюю границу мышц бедра со стороны латеральной поверхности, на-

Относительная масса мышц-ретракторов бедра (% по отношению к общей массе мускулатуры тазовой конечности)

Мышца	Курообразные										Голубеобразные	
	Пустынная куропатка	Турач	Фазан	Тундряная куропатка	Белая куропатка	Глухарь	Тетерев	Кавказский тетерев	Рябчик	Воротничковый рябчик	Кольчатая горлица	Саджа
m. biceps femoris	4,91	3 73	3.74	6 75	5,37	6,18	6.06	5,33	5.61	5,93	7,81	3,56
m. semitendinosus	6,04	6,38	5,18	8 55	9.07	7.25	7,69	6,99	6,61	7,67	4,57	4.89
m. semimembranosus	0,91	0,56	1,11	1.49	1,59	1,14	1,48	1,40	1,51	1,43	1,71	1,04
m. piriformis	2,19	1.59	1,35	1 89	1,93	1,04	1,88	1,35	1,51	1,75	6,29	5.78
в т. ч.: p. caudofemoralis	1 13	0,78	0,96	1,17	1,15	0.49	1,01	0,59	0,76	0,90	0,95	2,37
p. iliofemoralis	1,06	0,81	0,39	0.72	0,78	0.55	0.87	0,75	0,75	0.85	5,33	3.41
m. ischiofemoralis	1 13	1 18	1,08	1,98	2,04	2,17	1,32	2,31	1,67	1.64	1,90	2,37
m. adductor longus et brevis	4,68	4,36	6.63	7,79	6,33	6,64	6,69	6,89	6,61	6,14	5,52	8,30
в т. ч.: p. externa	2,79	2.18	2,77	4.28	3,15	2 23	2 67	2,89	3,35	3,17	2,48	4.30
p. interna	1,89	2,18	3,86	3,51	3,18	4,41	4.02	4,00	3,26	2,96	3,05	4,00

чинаясь сухожилием от processus dorsolateralis заднего края ilium и от поперечных отростков двух первых свободных хвостовых позвонков. Проксимальное сухожилие у всех видов в большей или в меньшей степени сращено с фасцией вентральной мышцы хвоста. Мышечные волокна образуют продольно-волокнистую структуру, которая заканчивается апоневротической прослойкой, ориентированной под углом 40—70° к продольной оси мышцы (рис. 3). От противоположной поверхности этой прослойки начинаются волокна продольно-волокнистого дополнительного мускула (m. accessorius semitendinosus), прикрепляющегося к задней поверхности дистального отдела бедренной кости (рис. 1). Дистальный отдел апоневротической прослойки сливается с дистальным апоневрозом полуперепончатой мышцы в единый апоневроз, который после отхождения короткой, но широкой ветви к средней головке икроножной мышцы прикрепляется к медиальной поверхности tibiotarsus (рис. 3). Упомянутое дистальное сухожилие может срастаться с медиальной боковой связкой коленного сустава, покрывая ее сверху (*Lagopus, Tetrao, Lyrurus*), или оканчиваться дистальнее более короткой связки (*Tetrastes, Bonasa*).

У большинства фазановых и тетеревиных область прикрепления m. accessorius ограничивается задне-латеральной поверхностью дистальной трети бедра. Только у *Tetrao, Tetrastes, Bonasa, Streptopelia* прикрепление мышцы более узкое и не выходит за пределы дистальной четверти бедра. У саджи m. accessorius более широкий и оканчивается на протяжении всей дистальной половины бедренной кости. Примечательно и то, что у саджи отмечена и максимальная относительная масса мышцы (3,41 %), превышающая в 1,5—2 раза таковую у куриных а также горлицы. В этой связи интересны данные Джорджа и Бергера (1966) о наличии полусухожильной и дополнительной мышц у представителей других отрядов птиц. Из них следует, что у птиц со слабо выраженной адаптацией к наземной локомоции (бегу) отсутствует m. accessorius (Spheniscidae, Podiceps, Anatidae, Dendrocopos и др.) и даже m. semitendinosus (Falconidae, Strigidae, Apodiformes). Однако в относительном развитии обеих мышц (таблица) каких-либо существенных различий нет, за исключением упомянутого мощного развития m. accessorius у саджи. Можно отметить также расширение его прикрепления на бедре, которое наблюдается у видов с более выраженной адаптацией к наземной локомоции (Phasianidae, *Lagopus, Lyrurus*) по сравнению с *Tetrao, Tetrastes* и *Bonasa*. Полусухожильная мышца, напротив, сильнее развита у тетере-

виных и значительно ослаблена у исследованных голубей. Среди тетеревиных более мощным развитием m. semitendinosus отличаются виды, ведущие наземный образ жизни (*Lagopus mutus, Lagopus lagopus*).

Полуперепончатая мышца (m. semimembranosus) начинается мышечно-сухожильно от латеральной поверхности вентрального

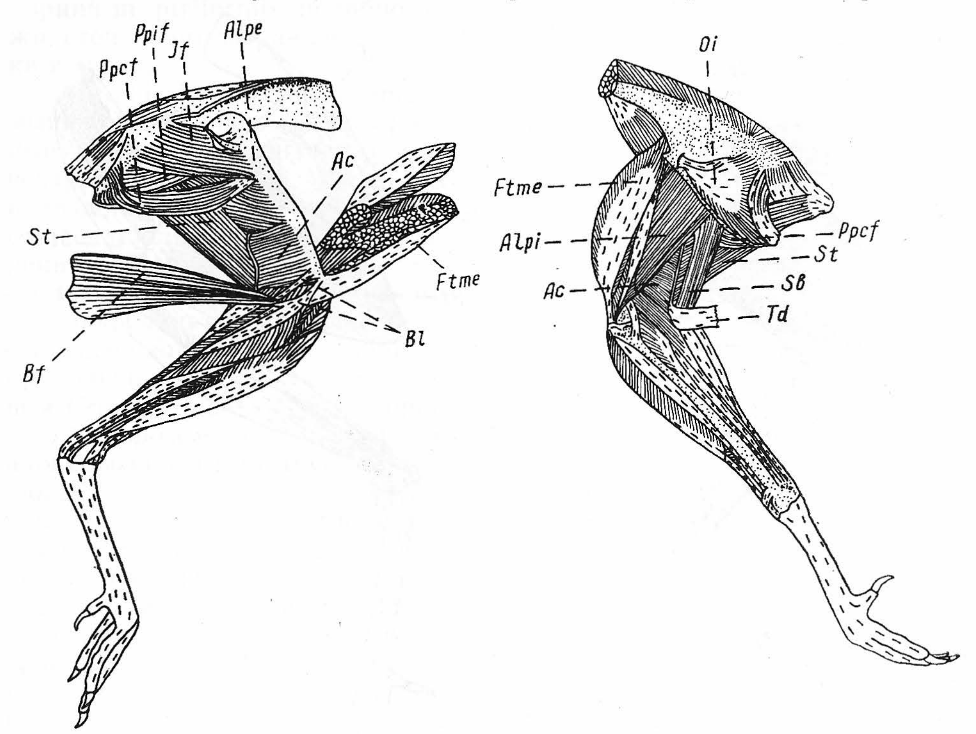


Рис. 2. Мускулатура латеральной поверхности правой тазовой конечности *Francolinus francolinus* (обозначения те же, что и на рис. 1).

Рис. 3. Мускулатура медиальной поверхности правой тазовой конечности *Ammoperdix griseogularis*: Alpi — m. adductor longus et brevis, p. interna; Oi — m. obturator internus. Td — апоневротическое окончание межмышечной сухожильной прослойки (отсечено у места прикрепления на медиальной поверхности большеберцовой кости); остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

края ischium и смежной части pubis, ниже вентральных пучков m. ischiofemoralis. Проксимальный апоневроз развит в краниальной половине (Phasianidae), либо в двух третях (*Lyrurus, Tetrastes, Bonasa*) мышцы или же по всей ширине ее начала (*Lagopus, Tetrao*). Мышца имеет у всех видов четко выраженную продольно-волокнистую структуру, переходящую в дистальном отделе в широкий апоневроз (рис. 4), с которым сращена промежуточная прослойка между m. semitendinosus и m. accessorius.

Таким образом, у исследованных Galliformes полусухожильная и полуперепончатая мышцы имеют общее окончание в виде широкого апоневроза, который сращен к тому же с апоневрозом срединной головки икроножной мышцы (m. gastrocnemius, p. media). Оканчивается общий апоневроз на медиальной поверхности проксимального конца tibiotarsus, как правило, чуть дистальнее его головки (рис. 4).

Связь между промежуточной сухожильной прослойкой m. semitendinosus и дистальным сухожилием m. semimembranosus отмечена у большинства птиц (George, Berger, 1966). Как и предыдущий мускул, m. semimembranosus сильнее развит у тетеревиных и горлицы. Наиболее слабо развит мускул у турача (таблица).

Грушевидная мышца (m. piriformis) состоит из двух самостоятельных порций — p. caudofemoralis и p. iliofemoralis. Первая начинается от апоневроза на вентральной поверхности пигостиля (pygostyl) тонким шнурообразным сухожилием (большинство исследованных видов), либо непосредственно мышечными волокнами (турач). Мышечные

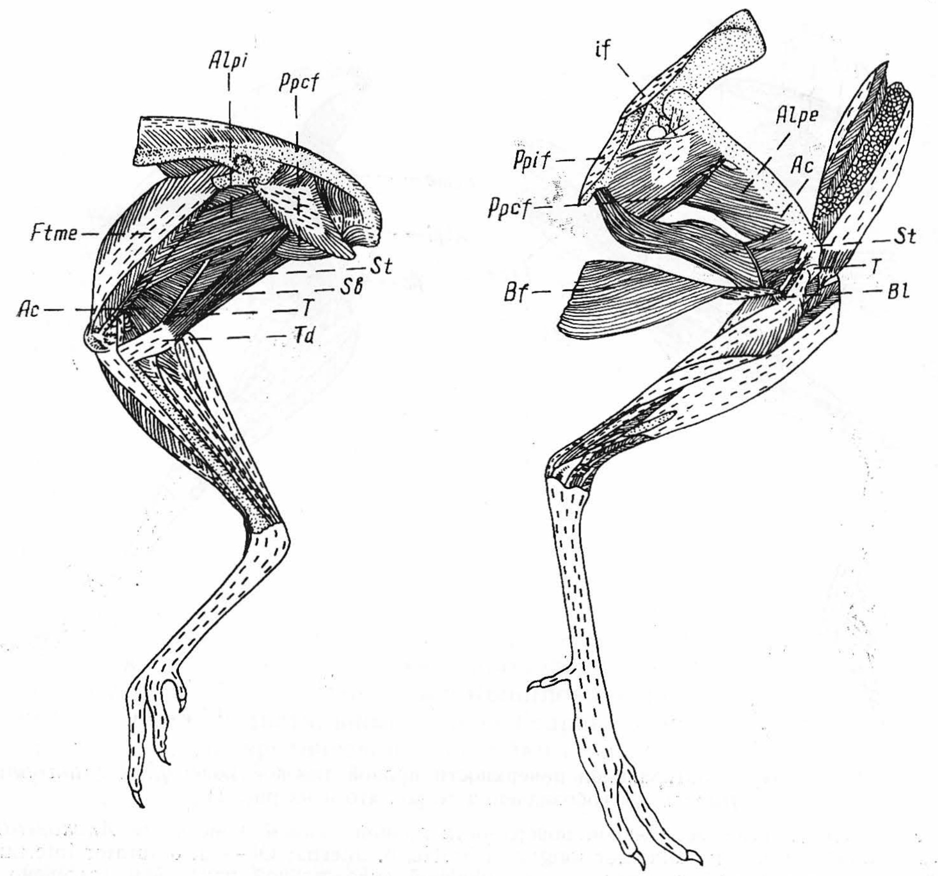


Рис. 4. Мускулатура медиальной поверхности правой тазовой конечности *Francolinus francolinus*:

Sb — m. semimembranosus; остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3.

Рис. 5. Мускулатура латеральной поверхности правой тазовой конечности *Phasianus colchicus* (обозначения те же, что и на рис. 1—3).

пучки образуют лентовидную продольно-волокнистую структуру, которая заканчивается коротким (2—10 мм) сухожилием на задней поверхности бедра, как правило, на границе его проксимальной и средней третей (рис. 2). Наиболее длинное дистальное сухожилие p. caudofemoralis у *Phasianus*, а также у *Tetrao* и *Lyrurus* (соответственно 7; 12 и 6 мм), у которых край сухожилия служит местом прикрепления волокон вентрального отдела p. iliofemoralis. Наиболее короткое оно у *Ammoperdix, Francolinus, Tetrastes* и *Bonasa* (0,5—2 мм), у которых дистальное сращение p. iliofemoralis и p. caudofemoralis посредством упомянутого выше прикрепления волокон вентрального края первого к сухожилию второго выражено значительно слабее (рис. 2).

Саджа по морфологическим особенностям p. caudofemoralis близка к Phasianidae. Однако у нее более длинное проксимальное сухожилие мускула. Кроме того, у саджи, как и у горлицы, прикрепление этой порции на бедре смещено дистально и расположено почти на середине задней поверхности бедра. Своеобразно внутреннее строение p. caudofemoralis горлицы: мышечные волокна укорочены и расположены под углом 25—

30° к продольной оси мускула, образуя одноперистую структуру. Длина мышечных волокон составляет приблизительно половину длины мышцы, оканчивающейся, в отличие от Galliformes и Syrrhaptes, как расширенным сухожилием (продолжение апоневроза вентро-медиальной поверхности), так и непосредственно мышечными волокнами. Сращение обеих порций m. piriformis, подобно описанному у Galliformes отмечено у саджи, степень его выраженности соответствует таковой у пустынной курочки и турача.

P. iliofemoralis представлена у исследованных птиц единым мышечным брюшком, в котором невозможно дифференцировать описанные Хадсоном и Ланзиллотти (Hudson, Lanzillotti, 1959) дорсальную и вентральную порции. Мышца начинается от дорсо-латерального гребня подвздошной кости а также от каудальной части латеральной поверхности седалищной кости и проходит в краниальном и вентральном направлениях к задне-латеральной поверхности бедра (рис. 1, 2, 5), покрывая сверху седалищно-бедренную мышцу (m. ischiofemoralis). P. iliofemoralis прикрепляется мышечно в пределах проксимальной трети бедра, дистальнее окончания m. ischiofemoralis. Мышечное брюшко имеет обычно продольно-волокнистую структуру. В среднем (Tetraonidae) или дистальном (Phasianidae) отделах дорсальной части брюшко представлено только апоневрозом, более обширным у Tetraonidae и *Phasianus.* Топография апоневроза соответствует более толстой, расположенной под p. iliofemoralis части m. ischiofemoralis, огибающей к тому же наиболее выступающий в сторону участок os ischium и os pubis. Брюшко p. iliofemoralis самое широкое у Phasianidae и *Lagopus*, самое узкое, со слабо выраженным сухожильным участком — у *Tetrastes* и *Bonasa.*

Заслуживает внимания дистальное прикрепление мускула. У Phasianidae, в частности, оно ограничено проксимальной четвертью бедра (рис. 2), у большинства Tetraonidae — проксимальной третью. В пределах средней трети бедра оканчивается мускул у *Lagopus.* В целом грушевидная мышца у куриных значительно слабее, чем у исследованных голубей (таблица). Наибольшая ее относительная масса отмечена у *Ammoperdix*, наименьшая — у *Tetrao.* При этом различия относительной массы в равной степени характерны для p. caudofemoralis и p. iliofemoralis. Отметим лишь слабое развитие первой по отношению ко второй у фазана (таблица). Усиление грушевидной мышцы у горлицы происходит за счет p. caudofemoralis, а у саджи за счет обеих порций.

Седалищно-бедренная мышца (m. ischiofemoralis) отходит мышечными волокнами от латеральной поверхности ala ischii, concavitas infracristalis и наружной поверхности задней части мембраны foramen ilioischiadicum. У исследованных Phasianidae мускул узкий и начинается ниже дорсальной части concavitas infracristalis, от которой здесь берет начало более широкий m. piriformis (p. iliofemoralis). Мышечные волокна прикрепляются к широкому апоневрозу на латеральной поверхности брюшка, образуя одноперистую структуру. Статичность последней более выражена у *Tetrao, Lyrurus* и *Streptopelia* (угол перистости составляет 35—40°) в сравнении с *Lagopus* (25—30°), *Tetrastes* и *Bonasa* (20—25°), а также с исследованными Phasianidae (10—20°). Апоневроз латеральной поверхности продолжается в широкое и плоское сухожилие, оканчивающееся в пределах проксимальной пятой (большинство видов), шестой (*Ammoperdix*) или седьмой (*Tetrastes, Bonasa*) части длины бедренной кости, на ее латеральной поверхности (рис. 1, 2).

Седалищно-бедренная мышца мощнее развита у тетеревиных (таблица), причем наибольшая относительная масса отмечена у *Tetrao urogallus* и *Lyrurus mlokosiewiczi* — видов, у которых наиболее слабая подвздошно-бедренная порция m. piriformis (таблица). Учитывая сходную топографию и функцию m. ischiofemoralis и p. iliofemoralis m. piriformis, можно полагать, что усиление первой может в определенной мере компенсировать слабое развитие второй. Величина относительной массы

m. ischiofemoralis у исследованных Columbiformes близка к таковой Tetraonidae. Таким образом, для тетеревиных характерна не только повышенная статичность, но и увеличенная относительная масса седалищно-бедренной мышцы. Несколько уменьшенная статичность, а также более проксимальная фиксация мышцы на бедре у *Tetrastes* и *Bonasa* взаимосвязаны, по-видимому, с увеличенной амплитудой движений в тазобедренном суставе. Последнее немыслимо без увеличения амплитуды сокращения (расслабления) мускула посредством удлинения волокон, ведущего к ослаблению статичности мышцы и (или) уменьшения плеча приложения силы его сокращения.

Длинная и короткая приводящие мышцы (m. adductor longus et brevis) берут начало от латеральной поверхности вентрального края ischium и от примыкающей части pubis. У исследованных куриных мышца представлена двумя порциями — наружной (p. externa) и внутренней (p. interna). Последняя начинается несколько вентральнее первой, однако обе порции тесно прилегают одна к другой.

P. externa проходит от седалищной кости к задней поверхности дистальных двух третей бедра (рис. 1, 5). Несколько увеличена область прикрепления у *Tetrastes* и *Bonasa*, у которых она охватывает все бедро за исключением его проксимальной 1/6 части. Прикрепление наружной части аддуктора у Phasianidae ограничено дистальной половиной бедра.

P. interna начинается мышечными волокнами и коротким апоневрозом, продолжающимся на ее медиальной поверхности; прикрепление на бедре сугубо мышечное. Структура этой порции аддуктора продольноволокнистая. Проксимальный конец p. interna имеет одинаковую ширину с p. externa у *Ammoperdix* и *Bonasa*. Незначительно расширен он за счет краниального отдела у *Tetrastes*. Более выражено расширение p. interna у *Lyrurus, Lagopus* и, особенно, у *Francolinus, Phasianus* и *Tetrao*, причем у последнего расширение наблюдается и в каудальном отделе. У исследованных Columbiformes проксимальный конец p. interna более широкий и смещен по отношению к p. externa каудально. Мышечные волокна проходят от медиального апоневроза к бедру или к апоневрозу на латеральной поверхности мышцы, сращенному с задней поверхностью бедра. Особенно хорошо развит латеральный апоневроз у глухаря и значительно слабее у турача. В соответствии с этим и статичность (одноперистая структура) мышцы более выражена у первого и наименее у второго: угол перистости составляет соответственно 30—40° и 10—15°. Другие виды занимают по этому показателю промежуточное положение.

Прикрепление p. interna на бедре более обширное по сравнению с таковым p. externa и захватывает обычно дистальные 4/5 его длины. У *Tetrastes* и *Bonasa* внутренняя порция аддуктора прикрепляется вдоль всего бедра за исключением проксимальной восьмой части его длины. Наименьшая область прикрепления у представителей Phasianidae и *Lagopus* (дистальные три четверти бедра), и особенно, у *Syrrhaptes* (дистальная 1/6 длины бедра). В последнем случае мышца прикрепляется также к задней поверхности медиального мыщелка бедренной кости. У другого исследованного представителя Columbiformes — горлицы дистальный конец внутренней порции значительно шире, чем у саджи, и прикрепляется к дистальной половине бедра.

В целом m. adductor longus et brevis сильнее развит у представителей Tetraonidae, а также у *Phasianus* и *Syrrhaptes* (таблица). Как видно из таблицы, усиление мускула у *Phasianus* произошло за счет внутренней порции, которая развита мощнее наружной. Приблизительно одинаково развиты обе порции у *Francolinus, L. lagopus, Tetrastes* и *Bonasa*. У *L. mutus* более развита наружная порция. Примечательно, что у *Francolinus, Tetrastes* и *Bonasa*, у которых слабее выражена статичность p. interna, относительная масса ее небольшая. С усилением статичности, что особенно характерно для *Tetrao* и *Lyrurus*, относительная масса этой мышцы возрастает (таблица).

На основании приведенных выше данных можно сделать следующее заключение. Исследованные представители Galliformes и Columbiformes имеют существенные различия в топографии, структуре и относительном развитии мышц — ретракторов бедра. Последние отражают специфику путей эволюции их аппарата наземной локомоции, а также своеобразие адаптаций представителей каждой группы к обитанию в сходных в общих чертах условиях, в частности к наземной (Phasianidae и Syrraptes) и наземно-древесной (Tetraonidae и Streptopelia) локомоции.

Это, прежде всего, большие различия в относительном развитии m. semitendinosus, m. piriformis, особенности дистального прикрепления p. caudofemoralis m. piriformis и p. interna m. adductor longus et brevis. Естественно полагать, что указанные морфологические особенности в значительной степени могут определяться различиями исходных для обоих отрядов структурных типов локомоторного аппарата и являться, таким образом, унаследованными от предков. Только расширение круга исследованных объектов позволит внести больше ясности в этот вопрос.

С другой стороны, многие исследованные морфологические характеристики мышц обнаруживают большую или меньшую степень сходства у представителей обоих отрядов, обитающих в примерно одинаковых условиях. Кроме того, наиболее приспособленные к наземной локомоции тетеревиные птицы *(Lagopus, Lyrurus)* имеют некоторые общие черты строения мускулатуры бедра с исследованными Phasianidae, приспособленными к быстрому передвижению по земле (бегу). Все эти особенности мы вправе рассматривать как результат параллельной (Tetraonidae и Phasianidae) или конвергентной (Galliformes и Columbiformes) перестройки локомоторного аппарата в связи с адаптацией к сходным условиям наземной локомоции.

Среди них следует выделить более мощное развитие m. biceps femoris и m. ischiofemoralis у Tetraonidae и Streptopelia и ослабление m. biceps femoris у Phasianidae и Syrrhaptes, а также увеличение статичности m. biceps femoris, m. ischiofemoralis и p. interna m. adductor longus et brevis у первой группы птиц и ее уменьшение у второй.

Заслуживает внимания также дистальное прикрепление m. accessorius, которое более обширно у Phasianidae и Syrrhaptes. Как уже упоминалось, такие представители Tetraonidae, как *Lagopus* и *Lyrurus*, по ряду признаков более близки к Phasianidae: увеличенная область прикрепления m. accessorius на бедре, менее выраженная статичность m. ischiofemoralis, приблизительно одинаковые углы перистости p. interna m. adductor longus et brevis. Однако количество этих признаков в сравнении с таковыми общими для всех Tetraonidae небольшое. В этой связи необходимо подчеркнуть, что приспособление к сугубо наземному образу жизни у *L. lagopus* и *L. mutus*, а также преимущественно наземному образу жизни в бесснежное время года *L. tetrix* и *L. mlokosiewiczi* глубокой перестройки мускулатуры аппарата наземной локомоции не вызвало. Мускулатура этих видов, как было показано на примере разгибателей бедра, сохраняет характерную для семейства Tetraonidae морфологию.

Данные об относительном развитии и структуре мышц-разгибателей бедра свидетельствуют о том, что для семейства Tetraonidae в целом характерно как увеличение их относительной массы, так и усиление статической структуры. Последнее отмечено не для всех разгибателей, в частности, оно практически не отразилось на двусуставных mm. semitendinosus и semimembranosus, и в наибольшей степени затронуло односуставные mm. ischiofemoralis и adductor longus et brevis, p. interna. Учитывая большую роль второй мышцы в начальной стадии предохранения от пересгибания в тазобедренном суставе и ограничения опускания («проваливания») тела между конечностями (Stolpe, 1932), можно полагать, что у Tetraonidae функциональная нагруженность этой группы мышц возросла. Это может быть результатом как увеличения по сравнению с Phasianidae весовой нагрузки на конечности, так и следствием

более наклонного расположения бедра, которое у тетеревиных более протрагировано как в статике, так и при ходьбе (для Tetraonidae характерна ходьба, в отличие от быстро и легко бегающих Phasianidae). При таком расположении бедра нагрузка на его разгибатели вследствие увеличения плеча действия силы тяжести возрастает. У быстро бегающих Phasianidae тело более приподнято над землей, а бедро ориентировано к продольной оси туловища под гораздо большим углом. Естественно, что в этом случае действие силы тяжести на разгибатели бедра уменьшится. Морфологические особенности этих мышц будут взаимосвязаны скорее с приспособленностью к быстрому бегу, в частности, к локомоции с большой шириной шага и, следовательно, большой амплитудой сгибательно-разгибательных движений в тазобедренном суставе. Более выраженная динамичность разгибателей бедра у Phasianidae, обеспечивающих большую амплитуду движений, подтверждает такое предположение.

Иванов А. И. Каталог птиц СССР.— Л. : Наука, 1976.— 275 с.
Кузьмина М. А. Морфофункциональные особенности задних конечностей куриных.— Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1964, **24**, с. 90—120.
Кузьмина М. А. Тетеревиные и фазановые СССР.— Алма-Ата. : Наука, 1977.— 294 с.
Курочкин Е. Н. Локомоция и морфология тазовых конечностей плавающих и ныряющих птиц : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1968.— 17 с.
Родионова Т. В. Морфологический анализ мышечной системы ноги куриных (Galliformes).— Тр. науч.-исслед. зоол.-биол. ин-та Харьков. ун-та, 1940, **8/9**, с. 213—232.
Усенко В. П. Морфо-функциональные особенности скелета и мускулатуры тазовой конечности дневных хищных и голенастых птиц : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1964.— 23 с.
Berger A. J. The comparative functional morphology of the pelvic appendage in three genera of Cuculidae.— Amer. Midl. Nat., 1952, **47**, N 3, p. 513—605.
Berger A. J. Anatomical variation and avian anatomy.— Condor, 1956, **58**, p. 433—441.
Gadow H. Zur vergleichenden Anatomie der Musculatur des Beckens und der hinteren Gliedmassen der Ratiten.— Jena : Fisher, 1880.— 56 p.
Gadow H., Selenka E. Aves.— In: Bronn's:Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, in Wort und Bild. Anatomisher Theil. Leipzig, 1891, Bd 2.— 1008 S.
Garrod A. H. On the certain muscles in the thighs of birds and their value in classification.— Proc. Zool. Soc., London, 1873, **1**, p. 624—644.
George J. C., Berger A. J. Avian myology.— New-York; London : Academic Press, 1966.— 500 p.
Hudson G. E. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds.— Amer. Midl. Nat., 1937, **18**, p. 1—108.
Hudson G. E., Lanzillotti P. J., Edwards G. D. Muscles of the pelvic limb in galliform birds.— Ibid., 1959, **61**, p. 1—67.
Stolpe M. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel.— J. Ornithol., 1932, **80**, p. 161—247.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР Получено 2.09.82

УДК (591.473.31+591.474)597.587.1

Л. А. Николайчук, А. А. Вронский

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МЫШЕЧНО-СУХОЖИЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ВОМЕРА

В литературе нет данных о морфологии латеральной мускулатуры рыб сем. Carangidae — наиболее типичных представителей нектеров с карангиформным способом плавания (Breder, 1926). Поэтому мы ставили своей целью исследовать особенности морфологии миомеров и системы их сухожилий у представителя неритической группы сем. Carangidae вомера — *Vover setapinnis* (Алеев, 1955) и дать им функциональное объяснение, связав их с особенностями работы осевого ундуляционного движителя. При этом учитывались некоторые экологические характеристики вомера.